Caldasia 19(1-2): 191-204

PATRONES DE DISTRIBUCION DE ESCARABAJOS COPROFAGOS (COLEOPTERA:SCARABAEIDAE) EN RELICTO DEL BOSQUE ALTOANDINO, CORDILLERA ORIENTAL DE COLOMBIA

Germán Amat-García

Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. e-mail: gamat@ciencias.ciencias.unal.edu.co A.A 7495 de Santafé de Bogotá, Colombia.

Alejandro Lopera-Toro
Sandra Jimena Amézquita-Melo

Departamento de Biología, Pontificia Universidad Javeriana. e-mail: amezquit@javercol.javeriana.edu.co A.A 120118 de Santafé de Bogotá, Colombia.

Resumen
En este trabajo se estudió la diversidad y distribución de escarabajos coprófagos, en tres relictos de bosque altoandino de la Sabana de Bogotá. Se colectaron un total de 2486 individuos agrupados en 6 géneros y 11 especies. La especie más abundante fue *Ontherus brevicollis*, presente en dos de las tres áreas estudiadas, seguida por *Dichotomius achamas* presente en las tres áreas y *Uroxys* sp sólo en una. El área relictual más grande, Chicaque, presenta la mayor riqueza (10 especies), seguido por Soche con tres especies. Se encontró un claro patrón de preferencia de hábitats, resumido en tres grupos: escarabajos de potreros, de borde y de interior del bosque.

Palabras clave: entomofauna, escarabajos estercoleros, fragmentación, bosque altoandino, Colombia.

Abstract
This study documents the diversity and distribution patterns of dung beetles in three relictual patches of montane forest located near the Sabana de Bogotá. 2486 individuals of 11 species in 6 genera were collected. The most abundant specie was *Ontherus brevicollis*, collected in two patches, followed by *Dichotomius achamas* collected in all three patches and *Uroxys* sp present only in one. Chicaque has the highest species richness with 10 species. We found a clear pattern related to habitat preferences, summarized in 3 groups: pasture beetles, edges and forest interior beetles.

Key words: entomofauna, dung beetles, high Andean forest, fragmentation, Colombia.

Introducción

La distribución espacio-temporal de los organismos se explica principalmente por las interacciones que se dan entre ellos, por el régimen climático a través del tiempo y por la disponibilidad de recursos. La transformación y/o desaparición de los bosques modifica substancialmente la influencia de tales factores, ocasionando pérdida de especies residentes, colonización de otras y en general cambios en la composición, riqueza y diversidad local de las comunidades originales (Van Velzer 1991).

Los cambios ocurridos sobre las comunidades de insectos por fenómenos como la fragmentación, sólo pueden ser identificados en sus manifestaciones más generales ya que los mecanismos que operan son bastante impredecibles por la interacción de factores determinísticos y estocásticos (Powell & Powell 1987; Vasconcelos 1988; Klein 1989; Martins 1989; Dempster 1991; Kirk 1992; Fowler 1993; Fonseca & Brown 1994).

Las áreas boscosas de montaña, particularmente en la región andina de Colombia, están en un proceso de acelerada transformación por la extracción de maderas y su reemplazo por establecimiento de cultivos y potreros para ganadería. En la actualidad el paisaje predominante es el de islas boscosas dispersas en grandes áreas de potreros y cultivos (Schowalter 1985). Los cambios en la fauna de escarabajos, hormigas y arañas residentes de relictos boscosos de la región andina colombiana son drásticos, de acuerdo a: a) tamaño del relicto, b) tipo de relicto, c) la aparición de nuevos hábitats como bordes y claros y d) la forma como se disponen espacialmente los parches que conforman el relicto (Escobar 1994; Amat et al. 1995; Lopera 1996; Armbrecht 1995; Bello 1995).

La superfamilia Scarabaeoidea incluye 3 familias de hábitos coprófagos: Geotrupidae, Aphodiidae y Scarabaeidae. Esta última, estudiada aquí, se considera como representativa de los verdaderos escarabajos coprófagos; contiene dos subfamilias Coprinae y Scarabaeinae, típicamente coprófagas y necrófagas (Cambefort 1991; Moron 1984; Halffter & Edmonds 1982; Hanski 1989; Heinrich & Bartholomew 1979). La subfamilia Scarabaeinae, incluye aproximadamente 70 géneros neotropicales y 2.500 especies, de los cuales se han registrado para Colombia 21 géneros (30.5% del total) con 221 especies (Escobar & Medina 1996). De estos 21 géneros, 15 son endémicos al Neotrópico, lo cual los hace muy útiles para estudios de conservación y de biogeografía (Blackwelder 1951; Howden & Young 1981).

En el presente estudio se comparó la composición, riqueza y distribución actual de las especies de escarabajos coprófagos en tres relictos de bosque altoandino circundantes a la Sabana de Bogotá. Entre la franja de los 2800 a 2900 m.s.n.m., se seleccionaron 3 zonas de muestreo: Chicaque, El Tablazo y El Soche (Figura 1). Estos relictos formaban parte de un cinturón de bosques que circundaban un inmenso lago (actual Sabana de Bogotá) hace unos 70.000 años; la laguna inició su proceso de desecación hace 30.000 años y las áreas andinas fueron sometidas a marcadas alternancias climáticas que modelaron la composición y fisionomía del bosque actual (Van der Hammen 1986). El bosque altoandino, hoy reducido a relictos aislados entre sí, es el producto de cambios climáticos regionales que han ocurrido históricamente y del efecto de actividades antrópicas recientes.

Métodos

En cada una de las 3 zonas de trabajo se seleccionaron 4 transectos de 105 m de longitud y separados entre sí por aproximadamente 150 m. Cada transecto se ubicó de manera paralela al borde y contó con 4 trampas, separadas entre sí por 35 m. Los 2 primeros se ubicaron en el interior del bosque, el tercero en el borde y el cuarto en el área de potrero circundante al bosque.

Se colectaron los escarabajos con trampas pitfall con cebo (Southwood, 1966 citado en Escobar 1994; Hanski 1980; Klein 1989); cada trampa tenía 20 gr de heces humanas envueltas en gasa, colgadas por medio de un alambre en forma de «U» invertida, sobre un recipiente de 15 cm de diámetro y 20 cm de profundidad enterrado al nivel del suelo. En la boca del recipiente se colocó un embudo que impidió la salida de los escarabajos y el fondo del envase se perforó para evitar que la trampa se inundara. Los individuos se colectaron en vivo y posteriormente fueron liberados, de manera que las poblaciones no se vieran reducidas por la continua extracción de ejemplares. Los especímenes colectados (2 ejemplares por especie) están depositados en la colección entomológica del Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia (ICN-MHN), Santafé de Bogotá.

Se realizaron muestreos cada 2 meses en cada sitio a lo largo de un año; cada muestreo duró

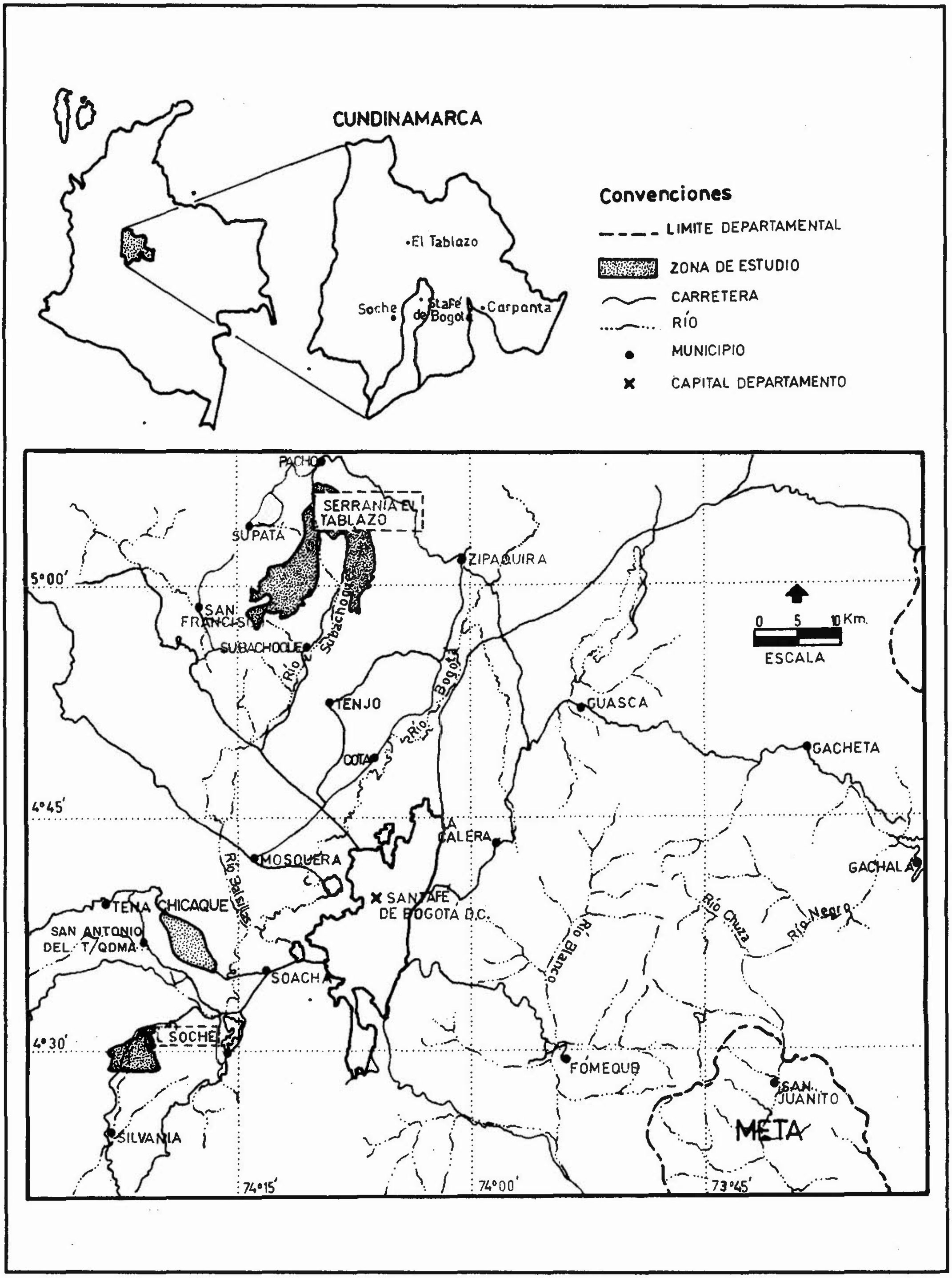
CUNDINAMARCA
El Tablazo
Soche
Stafé de Bogotá
Carpanta
Convenciones
LIMITE DEPARTAMENTAL
ZONA DE ESTUDIO
CARRETERA
RÍO
MUNICIPIO
CAPITAL DEPARTAMENTO
PACHO
SERRANIA EL TABLAZO
SUPATA
ZIPAQUIRA
5°00'
SAN FRANCISCO
SUBACHOQUE
Río Subachoque
TENJO
Río Bogotá
COTA
GUASCA
GACHETA
0 5 10 Km.
ESCALA
4°45'
LA CALERA
MOSQUERA
Río Balsillas
SANTAFE DE BOGOTA D.C.
GACHALA
TENA
CHICAQUE
SAN ANTONIO DEL T/QDMA
SOACHA
Río Blanco
Río Chuza
Río Negro
EL SOCHE
4°30'
FOMEQUE
SAN JUANITO
META
SILVANIA
74°15'
74°00'
73°45'

Figura 1. Ubicación de las zonas de muestreo, Cordillera Oriental, Cundinamarca, Colombia.

BIBLIOTECA CENTRAL
SALA UNIVERSIDAD NACIONAL

una semana. Durante el desarrollo de la investigación se realizaron muestreos que comprendieron un total de 11520 horas divididas equitativamente entre las 3 zonas de muestreo. Además de la colecta de escarabajos se hicieron levantamientos de vegetación, tipificación de parches y fotointerpretación (escalas 1:30.000).

Medidas de Riqueza y Diversidad: Para relacionar la composición, riqueza, diversidad y abundancia de los escarabajos con la forma de los relictos y la composición vegetacional, se determinó la riqueza de especies para cada sitio, así como el número de especies existentes en cada uno de estos. La abundancia se tomó como el número de individuos por especie por zona de estudio. A partir de estos dos valores se estimó la diversidad para cada zona. Para éste análisis se utilizaron los números de Hill (N1 y N2) (Bell 1995). Estos índices son utilizados y recomendados por varios autores debido a su alta capacidad discriminatoria, baja sensibilidad al tamaño de la muestra y reflejan tanto especies dominantes N2 (inverso de Simpson), como especies comunes en la muestra N1 (exponencial de Shannon-Wiener). Las estimaciones de los índices de Shannon-Wiener y Simpson se realizaron por medio del programa COMM.

La riqueza de especies se estimó además por el método de rarefacción (Magurran 1988), el cual permite predecir el número de especies de un hábitat determinado a partir del número de especies observado y de su abundancia; tiene la ventaja de admitir muestras de tamaño desigual; para su estimación se utilizó el programa RAREFRAC.BAS que acompaña el texto de Ludwig & Reynolds (1988). Las diferencias entre la riqueza observada y la estimada se evaluaron mediante la prueba X^2 (chi cuadrado).

Para evaluar diferencias en la riqueza y diversidad entre las tres zonas de estudio y entre los tipos de hábitats de una misma zona, se aplicó un análisis de varianza de dos factores (zonas vs hábitats) mediante el programa STATISTICA 4.5. Estos datos fueron transformados a logaritmo base diez, para cumplir con los requisitos de un ANDEVA. Cuando el ANDEVA daba un valor significativo ($a=0.05$) se practicó la prueba a posteriori de Tukey para observar donde estaban las diferencias.

Modelos de distribución: Los valores de abundancia en registros con más de 5 especies, se compararon con los modelos de abundancia Serie lognormal y Serie logarítmica, (Magurran 1988).

Resultados

Características generales de los parches de vegetación: La prospección vegetacional, basada en el predominio de familias (riqueza-cobertura), permitió identificar 3 unidades correspondientes a cada ambiente relictual. Los 3 bosques no son florísticamente homogéneos pero si afines; en El Tablazo, por ejemplo, se encontraron especies representantes de familias ausentes en los otros 2 bosques (Figuras 2 y 3). El porcentaje de abundancia de *Chusquea sp* y el grado de epifitismo, dan una idea global de sus condiciones de perturbación-regeneración (Tabla 1).

Patrón de "parcheo" de los bosques muestreados: Se identificaron 3 tipos de parcheo: Semi-insular, Archipiélago y Continental-insular. Archipiélago (Figura 4). Estos patrones macroespaciales son el producto de los agentes de perturbación, principalmente antropogénicos y regulados por las condiciones microtopográficas y de relieve. El patrón semi-insular se caracteriza por presentar corredores extensos, áreas boscosas próximas a separarse y elementos insulares (El Soche). El predominio de islas de bosque dentro de una matriz es lo que caracteriza el patrón de archipiélago (El Tablazo). El patrón continental-insular se caracteriza por tener una gran área de bosque rodeado de elementos insulares parcialmente separados de este (Chicaque).

Composición regional de la fauna de escarabajos en bosques altoandinos circundantes a la Sabana de Bogotá: Se colectó un total de 2486 individuos agrupados en 6 géneros y 11 especies de la subfamilia Scarabaeinae. Cuatro de ellas solo fueron determinadas hasta la categoría de género (Tabla 2). De las 11 especies colectadas la más abundante fue *Ontherus brevicollis* Kirsch (30.41%), seguida de *Dichotomius achamas* Harold (21.72%) y *Uroxys sp* (14.80%). Los géneros con mayor número de especies fueron *Dichotomius* y *Uroxys* cada uno con tres especies, seguidos por *Ontherus* con dos, y los demás géneros con una especie (especies calificadas como raras, por su baja abundancia).

COMPARACIÓN DE LA RIQUEZA LOCAL DE ESPECIES: Se presentó variación significativa de la riqueza entre las tres zonas de estudio. La prueba de Tukey especifica diferencias entre las áreas observadas por medio de ANDEVA (F 2.228(1,2)= 80.154; p < 0.001). En Chicaque, donde están ubicados los relictos

Tabla 1. Aspectos fisonómicos de 3 áreas relictuales de bosque altoandino (Sabana de Bogotá, Cordillera Oriental).

	Unidad Vegetal Principal	Cobertura Estrato Arbóreo (%)			% de Abundancia de *Chusquea* sp	Grado de Epifitismo
Soche	Melastomataceae-Rubiaceae	Borde 40	Int1 63	Int2 75	0-10	2
Tablazo	Melastomataceae-Asteraceae	Borde 40	Int1 63	Int2 77	30-40	1*
Chicaque	Rubiaceae-Annonaceae	Borde 30	Int1 75	Int2 65	0-10	3

1. Bajo porcentaje de epífitas;2. Nivel medio de epífitas; 3. Alto porcentaje de epífitas. *Abundante únicamente hacia la franja de borde.

Tabla 2. Abundancia de escarabajos coprófagos (COLEOPTERA:SCARABAEINAE) en ambientes relictuales de bosque altoandino (Sabana de Bogotá, Cordillera Oriental).

	Soche	Tablazo	Chicaque	Abundancia relativa	Abundancia total
Especie	Abundancia	Abundancia	Abundancia		
Dichotomius achamas	412	60	68	21,72	540
Dichotomius sulcatus	-	-	1	0,04	1
Dichotomius sp	-	-	1	0,04	1
Ontherus brevicollis	466	-	290	30,41	756
Ontherus compressicornis	-	-	2	0,08	2
Uroxys caucanus	-	-	14	0,56	14
Uroxys coarctatus	248	-	56	12,23	304
Uroxys sp	-	368	-	14,80	368
Canthon, politus	-	-	171	6,88	171
Cryptocanthon altus	-	-	315	12,67	315
Canthidium sp	-	-	14	0,56	14
TOTAL	1126	428	932	100,00	2486

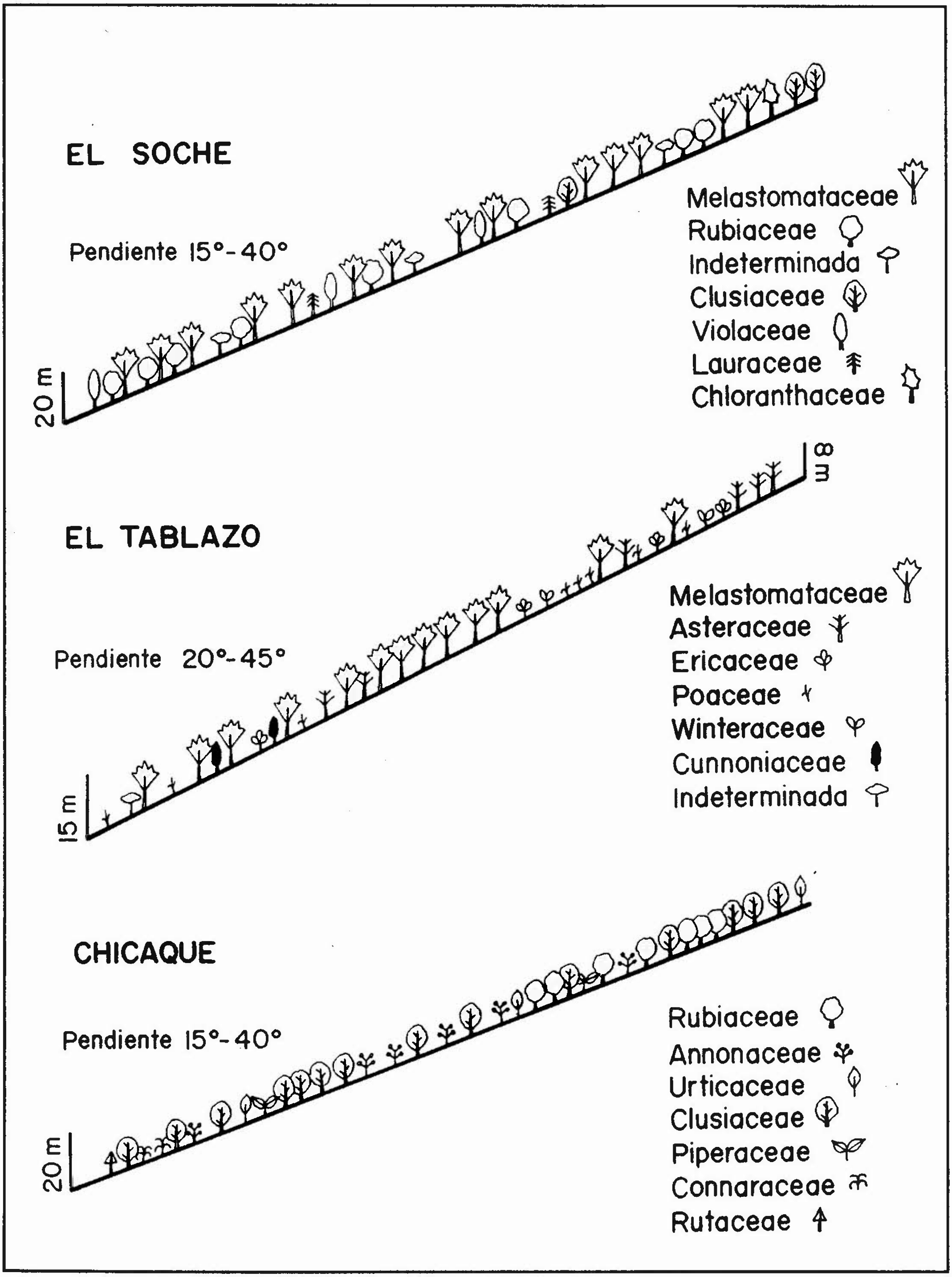
EL SOCHE
Pendiente 15°-40°
20 m
Melastomataceae
Rubiaceae
Indeterminada
Clusiaceae
Violaceae
Lauraceae
Chloranthaceae
8 m
EL TABLAZO
Pendiente 20°-45°
15 m
Melastomataceae
Asteraceae
Ericaceae
Poaceae
Winteraceae
Cunnoniaceae
Indeterminada
CHICAQUE
Pendiente 15°-40°
20 m
Rubiaceae
Annonaceae
Urticaceae
Clusiaceae
Piperaceae
Connaraceae
Rutaceae

Figura 2. Perfiles fisonómicos típicos de los tres relictos boscosos estudiados.

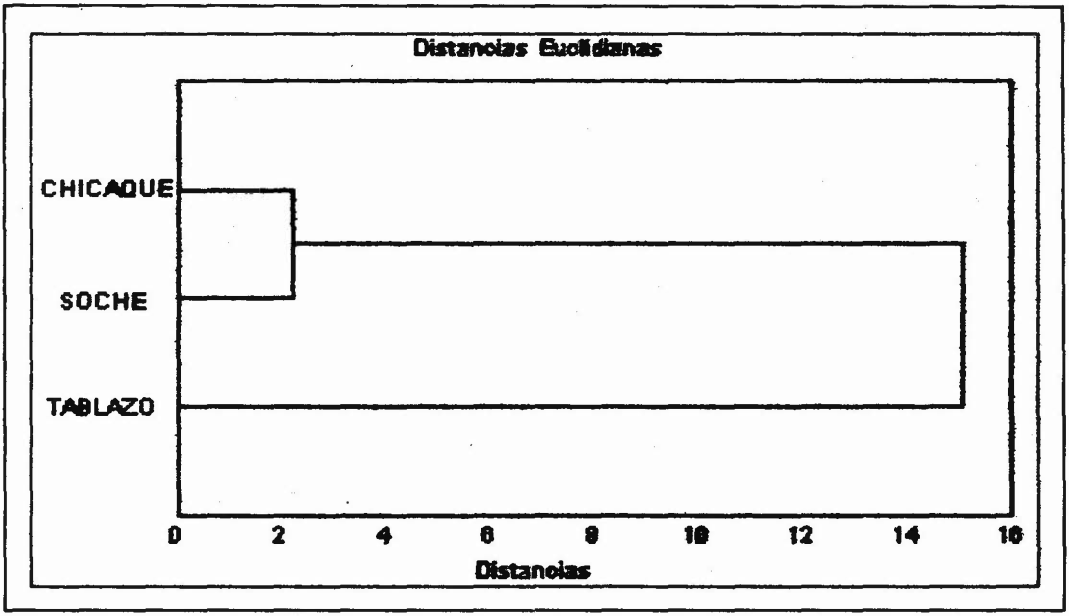

Figura 3. Diagrama de similitud de las tres áreas de muestreo a partir de su composición vegetal.

boscosos de mayor tamaño, se presentan los mayores valores de riqueza, con relación a los otros 2 relictos; esto concuerda con los valores de riqueza local esperados (Figura 5).

Comparación de la abundancia y diversidad local de las especies: En El Soche y El Tablazo, con sólo dos y tres especies respectivamente, las abundancias por especie son altas si se comparan con los valores de Chicaque (Tabla 2). Merece atención especial las abundancias observadas en las 10 especies presentes en Chicaque, ya que existe cierto patrón de repartición de la abundancia total (Figura 6). La distribución de la abundancia en Chicaque se ajusta al modelo de la serie logarítmica, lo que indica que existen especies abundantes y una mayor proporción de especies menos abundantes (Magurran 1988).

Se observaron variaciones significativas por medio de ANDEVA entre las tres zonas de acuerdo con los valores de diversidad N1 y N2 (F 2.228(1,2 g.l.) = 15.082; p< 0.001) (Figura 7). Existe diferencia en el número de especies altamente dominantes (N2) entre El Soche y El Chicaque. El bosque de El Soche presenta tres especies que comparten números similares de abundancia. En Chicaque se presentan tres grupos de abundancia bien marcados: un grupo de especies con alta abundancia, un grupo con abundancia media y un grupo de especies con muy baja abundancia.

Estacionalidad de los escarabajos coprófagos: La composición de las especies y la abundancia total de los individuos, no tuvo importantes fluctuaciones a lo largo del año. Se colectó un total de 1062 individuos en la época de lluvias y 950 individuos en la época seca, con una diferencia del 5.56% (Tabla 3). Los bosques de El Soche y Chicaque presentan diferencias de aumento durante la época de lluvias (6.36% para El Soche y 10.68% para Chicaque), mientras que El Tablazo presentó una disminución en el número de individuos en esta época (7.56%). Solo dos especies, *Uroxys coarctatus* y *Canthon politus*

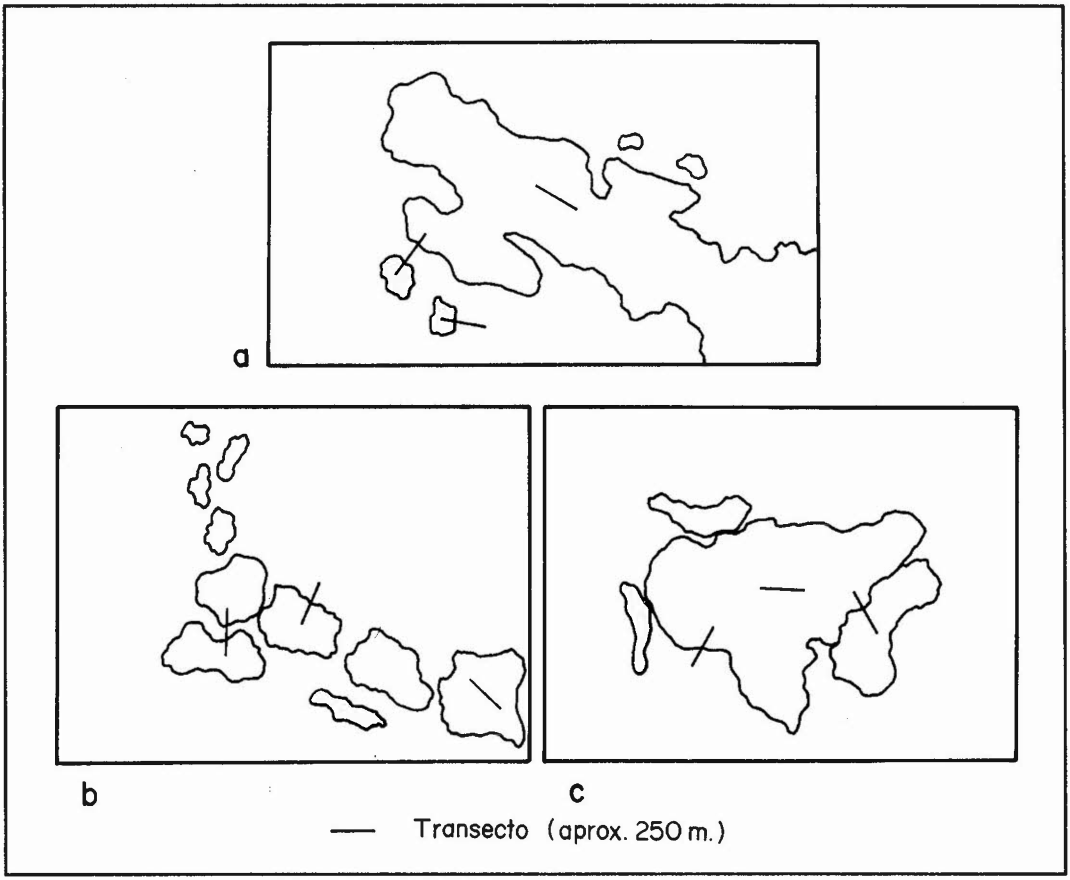

Figura 4. Patrón de "parcheo" de bosques altoandinos en ambientes relictuales de la Sabana de Bogotá a) Semi-insular, b)Archipiélago", c)"Continental-insular".

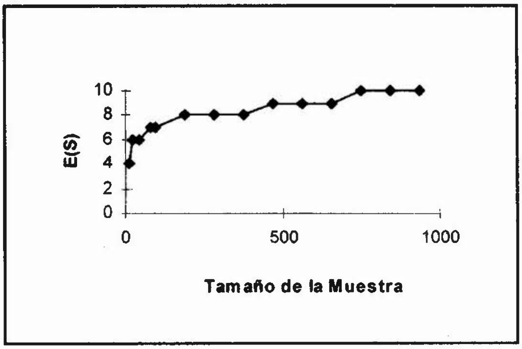

Figura 5. Curvas de rarefacción para predecir la riqueza total de especies en bosques relictuales de Chicaque, Cordillera Oriental.

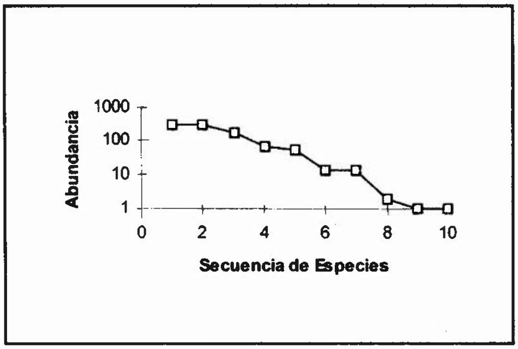

Figura 6. Distribución de abundancias de escarabajos coprófagos en bosques relictuales de Chicaque, Sabana de Bogotá, Cordillera Oriental.

Tabla 3. Variación en la abundancia y riqueza local de especies en ambientes relictuales de bosque altoandino (Sabana de Bogotá, Cordillera Oriental), durante la época seca y la época de lluvias.

	Soche				Tablazo				Chicaque			
	E. SecaE.		Lluvias		E. Seca		E. Lluvias		E. Seca		E. Lluvias	
Especie	Abund	%	Abund	%	Abund	%	Abund	%	Abund	%	Abund	%
Dichotomius achamas	180	20.76	161	18.57	19	5.32	16	4.48	30	3.81	23	2.92
Dichotomius sulcatus		-		-		-		-		-	1	0.12
Dichotomius sp.		-		-		-		-		-	1	0.12
Ontherus brevicollis	185	21.34	178	20.53		-		-	140	17.77	113	14.34
Ontherus sp.		-		-		-		-	2	0.25	-	
Uroxys coarctatus	41	4.72		122	14.07	-		-	15	1.90	31	3.93
Uroxys caucanus		-		-		-		-	8	1.01	3	0.38
Uroxys sp		-		-		173	48.46		149	41.73	-	-
Cryptocanthon altus		-		-		-		-	112	14.21	154	19.54
Canthidium sp.		-		-		-		-	6	7.61	5	6.34
Canthon politus		-		-		-		-	39	4.95	105	13.32
Total	406	46.82	461	53.18	192	53.78	165	46.22	352	44.66	436	55.34

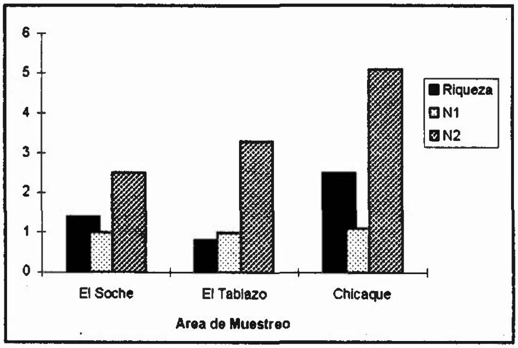

Figura 7. Variación de la riqueza y diversidad (N1 y N2) regional de escarabajos coprófagos (Sabana de Bogotá, Cordillera Oriental).

presentan marcadas variaciones estacionales, que no son determinantes cuando se aprecian los valores de abundancia total.

Distribución entre hábitats: El análisis de varianza entre los transectos mostró que existe diferencia en la diversidad de escarabajos entre los hábitats de cada zona relictual ; esta variación se observó tanto para N1 (F 3,228(1,2 g.l.)= 15.08; p<0.001) como para N2 (F 3,228(1,2 g.l.)=10.82; p<0.000001). Los mayores valores de diversidad se presentan en el interior del bosque y en menor grado bordes y potreros .

Discusión

Los complejos relictuales presentan una forma diferente en su matriz de bosque y cada forma está relacionada con la historia geoclimática y con la acción del hombre. Es posible relacionar la forma de cada relicto con la capacidad de dispersión de los escarabajos, para entender procesos de distribución, ausencia de especies comunes o aparición de especies poco comunes. Al observar los patrones de parcheo, la condición "continental-insular" de Chicaque contribuye, por relaciones de tamaño entre los parches, al establecimiento de un mayor número de especies. La ausencia de corredores abiertos como potreros, permite la dispersión de individuos del fragmento grande a los fragmentos pequeños que aún siguen en contacto; por otra parte el reservorio de especies dentro del fragmento más grande se mantiene.Los fragmentos de bosque "semi-insulares", como en El Soche, mantienen niveles medios de riqueza. El patrón de "archipiélago" o fragmentos aislados de El Tablazo, se asocia con el menor grado de riqueza por la reducción del área efectiva (área reducida por efecto de bordes). En cuanto a la desaparición de especies propias de interior, se explica bajo los principios generales de la teoría de la biogeografía insular (Mc Arthur & Wilson

1967); los pequeños parches tienden a perder especies a medida que disminuyen en tamaño. Aunque no se estudió detenidamente la relación entre la tamaño de los relictos y la riqueza de individuos, es necesario considerar para este tipo de estudios las distancias entre los parches, ya que pueden regular los mecanismos de colonización.

Los valores de riqueza, abundancia y diversidad de escarabajos coprófagos de la región estudiada son bajos si se comparan con los valores obtenidos en fragmentos de selvas amazónicas de Brasil y Ecuador (Klein 1989; Peck & Forsyth 1982). Los resultados obtenidos parecen indicar que, en ambientes relictuales de bosques de niebla (2700 a 2900 m.s.n.m.), y en un gradiente altitudinal, los valores de riqueza, diversidad y abundancia tienden a disminuir (Tabla 4).

La tendencia en la disminución de la riqueza y diversidad de escarabajos coprófagos con el incremento en la altura en los bosques altoandinos, puede explicarse a partir de 3 factores (Holloway et al. 1987; Wolda 1987 citados por Escobar & Valderrama,1995):

1. Reducción de la diversidad de recurso alimenticio.

2. Condiciones edáficas desfavorables para la fauna coprófaga.

3. Reducción de la productividad primaria, debido a las bajas temperaturas y proporciones de CO_2.

El recurso alimenticio de los escarabajos coprófagos se reduce debido a que la fauna de mamíferos de talla grande es baja, con respecto a los presentes zonas bajas; y los pocos que existen han sido sometidos a extinciones locales.

La características edáfica predominantes en los relictos estudiados se caracterizan por suelos compactos y poco profundos, factores que no promueven el establecimiento de los escarabajos coprófagos. En estas circunstancias, se favorecen a los escarabajos con hábitos endocópridos, que sólo requieren de la presencia de excremento, o de escarabajos grandes con mayor fuerza, los cuales pueden llegar a abrirse camino a través de las raíces. Estas características se evidencian por la abundancia de especies de *Uroxys,* las cuales permanecen la mayoría del tiempo en el excremento o se entierran a poca profundidad (Peck & Forsyth 1982; Klein 1989).

El bosque relictual mejor conservado y estable es Chicaque; bajo estas condiciones el patrón de distribución de la fauna coprófaga se caracteriza por tener un número bajo de especies abundantes y un mayor número de especies que se pueden considerar raras como *Canthidium* sp y *Uroxys caucanus*. Los otros 2 relictos no se consideran como representantes en cuanto a la fauna coprófaga de los bosques altoandinos ya que las especies originales han sido desplazadas por especies invasoras como *Dichotomius achamas* y *Ontherus brevicollis,* típicas de zonas paramunas.

Tabla 4. Riqueza y diversidad de escarabajos coprófagos en diferentes lugares de selva neotropical sometidas a fragmentación.

	Riqueza	Diversidad	Autor
Bosques Altoandinos Colombia	11	1.2	Presente estudio
Bosque Altoandino Colombia	8	——	Escobar & Valderrama (1995)
Selva Húmeda Amazónica Brasil	55	2.63	Klein (1989)
Selva Húmeda Amazónica Ecuador	31	3.257	Peck & Forsyth (1982)

De acuerdo con la composición-abundancia, se estableció que las especies exhiben preferencias de hábitat. Se pueden identificar, por consiguiente, 3 categorías (Figura 8).

- Escarabajos de potrero : se encuentra dominado por especies como *Uroxys coarctatus*, *Uroxys* sp y *Dichotomius achamas*; las dos primeras básicamente se encuentran limitadas a la zona de potreros, mientras que *D. achamas* tiene la capacidad de penetrar al interior del bosque.

- Escarabajos de borde: está compuesto por especies como *Ontherus brevicollis,* cuyo pico de abundancia está claramente definido en los bordes. Por su abundancia, es la única especie que logra adaptarse a éste ambiente.

- Escarabajos de interior de bosque: la especies abundantes que se encuentran en este grupo son *Cryptocanthon altus* Howden y *Canthon politus* Harold. *Ontherus brevicollis* tiene la capacidad de frecuentar el interior del bosque, pero su abundancia es mayor en los bordes.

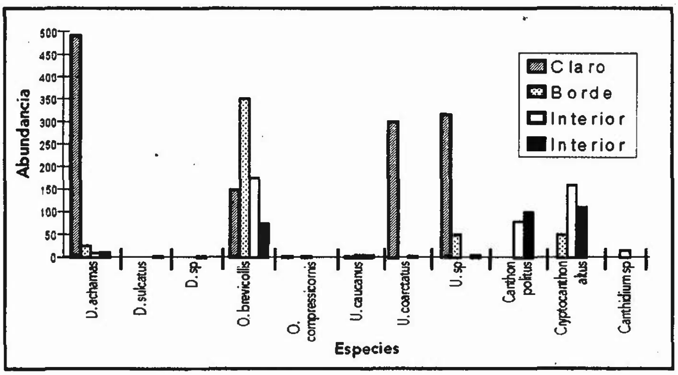

Figura 8. Preferencias de hábitats de acuerdo a la abundancia de escarabajos coprófagos presentes en ambientes relictuales del bosque altoandino (Sabana de Bogotá, Cordillera Oriental).

Si se tienen en cuenta los patrones de riqueza, diversidad, abundancia y estacionalidad, la fauna regional de los escarabajos coprófagos en ambientes relictuales del bosque altoandino de la Sabana de Bogotá, presenta 3 episodios que caracterizan su dinámica histórica (Figura 9). La consecuencia de la fragmentación promueve la desaparición de especies especialistas, que son reemplazadas por especies con alta capacidad de dispersión. En el primer grupo, bajo condiciones de alta cobertura boscosa y baja perturbación, se ubican las especies que se encontraron únicamente en Chicaque, como *Cryptocanthon altus* y *Canthon politus*. En el segundo grupo figuran especies colonizadoras de bordes y claros, que como *Ontherus brevicollis*, son comunes a Chicaque y El Soche; y finalmente *D. achamas* y *U. coarctatus* representan las especies más generalistas con distribución en

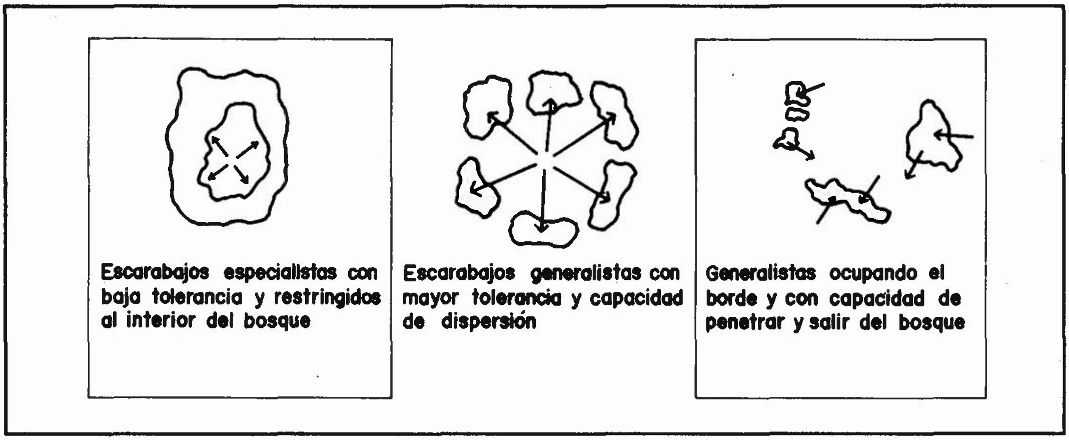
Escarabajos especialistas con baja tolerancia y restringidos al interior del bosque
Escarabajos generalistas con mayor tolerancia y capacidad de dispersión
Generalistas ocupando el borde y con capacidad de penetrar y salir del bosque

Figura 9. Modelo explicativo de la dinámica histórica de la fauna regional de escarabajos coprófagos en ambientes relictuales del bosque altoandino.

toda la región de estudio, particularmente en hábitats de potreros que conforman la matriz predominante del paisaje actual.

Conclusiones

De la presente investigación se derivan las siguientes conclusiones:

- La forma del relicto o patrón de parcheo influye en la comunidad de escarabajos al permitir o interrumpir la dispersión de los organismos y la capacidad de colonización de nuevas áreas de bosque; con esto se regula parcialmente la capacidad de mantener determinados niveles de diversidad.

- El rompimiento de la unidad del bosque en pequeñas subunidades tiene impacto directo sobre las especies que tienen baja capacidad de dispersión y/o las que poseen rangos de tolerancia microclimática estrechos.

- El patrón de distribución de escarabajos en ambientes relictuales boscosos de altura puede estar restringido en cierto grado por la precipitación, pero la radiación solar y la nubosidad pueden ser factores importantes que deberán tenerse en cuenta para futuros estudios.

- La fauna de escarabajos coprófagos propia de ambientes altoandinos presenta patrones específicos de ocupación de hábitats; de esta dinámica histórica se identifican especies generalistas y especialistas con preferencias de hábitats por su presencia en los complejos de interior, borde y claro-potrero.

- *Cryptocanthon altus*, puede ser una especie útil como bioindicador, debido a su condición áptera que limita su capacidad de dispersión y a su reducida distribución mesoespacial; estas características la convierten en una especie muy sensible a las alteraciones de los bosques.

- Los resultados obtenidos pueden ser útiles para entender cómo la reducción de áreas y la disminución en la complejidad estructural de los bosques afectan las poblaciones de insectos propios de ambientes de altura. Es muy probable que debido a los marcados efectos altitudinales, los patrones de respuesta de los insectos frente a la fragmentación difieran a los que hoy se conocen para las zonas bajas en el neotrópico. Futuros estudios aclararán esta hipótesis.

Agradecimientos

Los autores expresan sinceros agradecimientos a Bruce Gill de Departamento de Agricultura de Canadá y Angel Solís de Instituto Nacional de Biodiversidad (INBIO) de Costa Rica, por la identificación de ejemplares. A Mark Hitchcox, Andrés Camacho, Alfonso Amézquita y Ricardo Pérez, por su colaboración durante el trabajo de campo. Estamos en deuda con el Dr. Gary Stiles, que al corregirnos el manuscrito nos dejó una impactante motivación de seguir aprendiendo la ecología de la fragmentación. También agradecemos al Dr. Eduardo Flórez sus valiosas observaciones al manuscrito y a Juan Carlos Pinzón dibujante del ICN por su amable colaboración en las ilustraciones que acompañan el manuscrito.

Literatura Citada

Amat, G., O. Vargas & P.R. Castillo 1995. *Importancia de los escarabajos pasalidos (Coleoptera: Passalidae) en estudios de biodiversidad y conservación de hábitats.* FEN. Bogotá, Colombia. 74 pgs.

Armbrecht, I. 1995. Comparación de la mirmecofauna en fragmentos boscosos del valle geográfica del Río Cauca, Colombia. Bol. Mus. En. Univ. Valle, 3(2):1-14.

Bello, J.C. 1995. Efectos de borde sobre la distribución de las arañas orbitelares (Araneae: Orbicularie), en un bosque de niebla de la Reserva Natural La Planada, Nariño. Tesis de Pregrado. Pontificia Universidad Javeriana. Colombia.186 pp.

Blackwelder, R. 1951. Catálogo de coleópteros colombianos. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 8 (30):221-229

Cambefort, Y. 1991. Biogeography and evolution. In Hanski, I. & Y. Cambefort ed. *Dung beetle ecology.* Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 481 pp.

Cody, M.L. 1985. *Habitat selèction in birds.* Academic Press, Orlando, Florida, USA.

Dempster, J. P. 1991. Fragmentation, Isolation and movility of insect populations, pp.143-153. *en:* N.M. Collins & J.A. Thomas Ed. *Conservation of insects and their environments.* Academic Press, London.

Escobar, F. 1994. Excremento, Coprófagos y Deforestación en bosques de Montaña al Suroccidente de Colombia. Dpto de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad del Valle. Cali. Tesis de Pregrado. 68 pgs.

Escobar, F. & C. Medina. 1996. Coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) de Colombia: Estado actual de su conocimiento. *en: Insectos de Colombia.* Amat G. Andrade G. y F. Fernández (editores). Academia de Ciencias Exactas Físicas y Naturales-Pontificia Universidad Javeriana.

Escobar, F. & C. Valderrama. 1995. Informe final: Comparación de la biodiversidad de artrópodos de bosque a través del gradiente altitudinal Tumaco-Volcán de Chiles (Nariño). Evaluación del efecto de la deforestación. Fondo Fen, Fondo Fes, Fundación Mac Arthur. 74 pp.

Fonseca de Souza, F. & V. Brown. 1994. Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. Journal of Trop. Ecol. 10:197-206

Fowler, H. & C. Silva. 1993. Size taxonomic and biomass distributions of flying insects in central Amazonia: Forest edge vs understory. Rev. Biol. Trop 41 (3): 755-760.

Halffter, G., & W.D. Edmonds. 1982. *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach.* Publs. Instituto de Ecología, Mexico D.F. 10:176 pp.

Hanski, I. 1980. Patterns of beetles succession in droppings. Ann. Zool. Fennici. 17:17-25.

Hanski, I. 1989. Dung beetles. En: *Tropical rain forest ecosystems*, H. Lieth and M.J.A. Werger (eds.) Elsevier Science Publs. B.V., Amsterdam. pp 489-511.

Heinrich, B. & G. Bartholomew. 1979. Ecology of the african dung beetle. Sci. Am. 241:146-156.

Howden, H.F. & O.P. Young. 1981. Panamanian Scarabaeinae:Taxonomy, distribution and habits (Coleoptera, Scarabaeidae). Contr. Amer. Entomol. Inst. 18: 1- 204.

Kirk, A. 1992. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) active in patchy forest and pasture habitats in Santa Cruz province, Bolivia. Fol. Ent. Mex. 84: 45-54.

Klein, B.C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. Ecology. 70(6):1715-1725.

Lopera, A. 1996. Distribución y diversidad de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Coleoptera) en tres relictos de bosque altoandino (Cordillera Oriental, Vertiente Occidental), Colombia. Dpto de Biología, Facultad de Ciencias Básicas, Pontificia Universidad Javeriana. Tesis de Pregrado. 135 pgs.

Lovejoy, T.E., R.O. Bierregaard, A.B. Rylands, J.R. Malcolm, C.E. Quintela, L.H. Harper, K.S. Brown, A.H. Powel, G.V.N. Powell. H.O.R. Schubart, & M.B. Hays. 1986. Edge and other effects of isolation on amazon forest fragments. En: *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity.* M.E. Soule Ed. Sinauer Assoc. Massachusetts. Pgs 257-285.

Ludwig, J.A. & J.F. Reynolds.1988. *Statistical Ecology: a primer on methods and computing.* John Wiley and Sons, N.Y.

Mac Arthur R.H. & E.O. Wilson. 1967. *The theory of Island biogeography.* Princeton University Press, New Jersey, USA.

Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurment.* Princeton University Press. New Jersey, USA. 179 pgs.

Martins. M.B. 1989. Invacao de fragmentos florestais por especies oportunistas de *Drosophila* (Diptera:Drosophilidae). Acta Amazonica 19:265-271.

Moron, M.A. 1984. *Escarabajos; 200 millones de años de evolución.* Instituto de Ecología, Museo de Historia Natural de Ciudad de Mexico. Mexico. 132 pgs.

Peck, S. B. & A. Forsyth. 1982. Composition, structure, and competitive behaviour in a

guild of ecuadorian rain forest dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). Canadian Journal of Zoology 60(7):1624-1634.

Powell, H.A. & G.V.N. Powell. 1987. Population dynamics of male Euglossinae bees in amazonian forest fragments. Biotropica 19(2):176-179.

Soberon, J. & J. Llorente. 1992. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. Conservation Biology. 7(3):480-488.

Schowalter, T. 1985. Adaptions of insects to disturbances. In:The ecology of natural disturbances and patch dynamics. Picket, S. & P. White (de). Academic Press Inc. 235-252pp.

Van der Hammen, T. 1986. La Sabana de Bogotá y su lago en el Pleniglacial medio. Caldasia. 12 (71-76):249-262

Van Velzer, H. 1991. Prioridades para la conservación de los Andes colombianos. Seminario sobre ecosistemas de montañas tropicales-IUBS. Memorias. Univ. Cauca. 58pgs.

Vasconcelos, H. 1988. Distribution of *Atta* (Hymenoptera:Formicidae) in Terra firme Rainforest of Central Amazonia: density, species composition and preliminary results on effects of forest fragmentation. Acta Amazonica 18(3-4):309-315.